sein sollten, zumeist nicht nur nichts verstünden, sondern geradezu unfähig wären, dem Gedankengang des Fachmannes zu folgen". Hätte ich dies bittere Urteil nicht erwähnt, es fehlte ein Zug im Bilde dieses sonst so milden und nachsichtigen Geistes.

Er hat ein ideales Leben gelebt, ein edler Mensch, wahr durch und durch, hochbegabt und das gesamte naturwissenschaftliche Gebiet wie selten einer übersehend. In glücklichstem Familienleben, von zahlreichen Freunden umgeben, von allen verehrt, die ihn kannten, so ist er seinen Forscherpfad gewandelt, ein leuchtendes Beispiel dafür, wie sehr die innige Beschäftigung mit einer wissenschaftlichen, speziell naturwissenschaftlichen Disziplin das geistige Leben veredelt, gerade das Leben des Arztes. Er hatte dies klar erkannt und daher sein verständnisvolles Interesse für die ärztlichen Standesfragen, für die heutige Lage der Aerzte, deren nur noch wenige in der Lage sind, solchem Ideale nachzuleben.

O. Hofmann's Sammlung der Tineen im weitesten Sinne, seine Manuskripte und Präparate sind in Lord Walsingham's Besitz übergegangen; — so sind die vielen kostbaren Typen, die sie enthält, in guter Hut — in Deutschland war wieder einmal niemand, weder ein Privatmann noch ein Staat, der sie uns erhalten hätte.

Zwar hat es unseren lieben Freund manchmal bedrückt, dass mit ihm die Blütezeit der Entomologie in Regensburg zu Ende gehen werde, aber er war der Meinung, dass endlich wieder sich Interesse und Verständnis für die Entomologie auch im Kreise der Zoologen zu regen beginne, dass die entomologischen, speziell die lepidopterologischen Studien einer besseren Zukunft entgegengingen. Wenn dem so zu sein scheint, so verdanken wir dies nicht zum geringsten Teil seiner Lebensarbeit und unsere Dankbarkeit gegen den Meister wird darin am besten zum Ausdruck gelangen, dass wir neue Arbeitskräfte seinem Lieblingsgebiete, dem klassischen tierischen Objekte für experimentell phylogenetische Arbeiten, zuwenden, soweit es uns möglich ist. [74]

Erlangen, Frühjahr 1901. **Arnold Spuler.**

Die Brutpflege der Actiniarien

von **Oskar Carlgren,**

Dozent an der Hochschule zu Stockholm.

Zu den interessantesten biologischen Erscheinungen gehört wohl die Art und Weise, auf welche die Brut von den Eltern gepflegt wird. Bei den höheren Tieren, den Vertebraten, ist diese Pflege eine weit verbreitete Erscheinung, die wohl immer mit einem Bewusstsein in Zusammenhang steht. Je tiefer man im Tierreich hinuntersteigt, um so seltener trifft man eine Brutpflege; die Befruchtung geschieht bei den Wassertieren gewöhnlich außerhalb des Muttertieres und die Jungen

durchlaufen oft ihre Entwicklung weit von den Eltern entfernt. Hier und da giebt es jedoch in den niederen Evertebraten-Gruppen lebendig gebärende Formen, die mit besonderen, für eine Brutpflege angepassten Einrichtungen versehen sind. Am meisten bekannt sind wohl diese Einrichtungen bei den Echinodermen. Dass auch bei den Anthozoen eine Brutpflege vorkommt, ist nicht so viel beachtet, daher dürfte es nicht ohne Interesse sein, dem Leser des biologischen Centralblattes mitzuteilen, was mir von diesen Erscheinungen bei den Actiniarien bekannt ist.

Von den Entwicklungsvorgängen der gattungs- und speciesreichen Actiniarien-Gruppe haben wir verhältnismäßig wenig Kenntnis. Bei verschiedenen Arten, so z. B. bei *Metridium marginatum* und *dianthus*, bei *Sagartia viduata*, *troglodytes* und *undata*, bei *Actinia Cari*, *Anemonia sulcata* und *Calliactis parasitica*, spielt sich die Befruchtung im Meere außerhalb des Muttertieres ab, andere Arten dagegen werfen nicht die Eier aus, sondern sowohl die Befruchtung als die Gastrulation geschehen in dem cölenterischen Raum der Muttertiere, wo auch die danach folgenden Stadien oft bis zu einem Zwölf-Tentakel-Stadium entstehen. So ist das Verhältnis bei vielen Arten der Gattung *Bunodactis* (Bunodes), *B. verrucosa*, *gemmacea*, *hermafroditica*, *stella*, bei *Cereactis aurantiaca*, *Heliactis bellis*, *Aulactinia stelloides*, *Rhodactis St. Thomae* und *Actinotryx coralligens* u. a.

Die Kammern oder der centrale Teil des cölenterischen Raums fungieren also in vielen Fällen als Bruträume. Aber während in südlichen Gegenden die Embryonen nur selten über ein Stadium mit zwölf Tentakeln in dem Körperinnern bleiben, ehe sie von der Mutter ausgeworfen werden, erreichen die in den Muttertieren sich entwickelnden Jungen der Genera *Urticina* und *Actinostola* aus arktischen Gegenden eine beträchtliche Größe, ehe sie ihren Schutzort verlassen. Fig. 1 zeigt uns einen Längsschnitt eines Exemplares von *Actinostola sibirica* aus dem sibirischen Eismeere. Innerhalb der großen Randstomata sieht man in den Radialkammern jeder Seite ein großes Junges. In dem Innern der *Actinostola spitzbergensis* habe ich Embryonen mit 48 Tentakeln gefunden.

Noch größer sind die in dem cölenterischen Raum angetroffenen Jungen der *Urticina crassicornis*. Ich habe schon (1893 p. 234) erwähnt, dass bei einer 2 cm langen und an dem proximalen Ende 2,7 cm breiten Mutter einer *Tealida*, die ich jetzt als *Urticina crassicornis* identifiziere, ein großes Junges sich fand, dessen Durchmesser 0,7 cm und dessen Höhe 1 cm betrug. Von den zahlreichen Exemplaren dieser Art, die ich aus verschiedenen Gegenden der Arktis untersucht habe, waren fast alle Weibchen mit Embryonen in dem Innern versehen. Die größeren dieser Jungen hatten ziemlich zahlreiche Tentakeln, so habe ich z. B. Junge mit 34 und 44 Tentakeln angetroffen und Junge

mit mehr als 24 Tentakeln sind nicht ungewöhnlich. Die Fig. 2 zeigt zwei *Urticina* aus dem Behringsmeer, links (*a*) das Muttertier, das mit 80 Tentakeln versehen ist, rechts (*b*) ein in der Mutter gefundenes Junges mit nicht weniger als 76 Tentakeln. Weil die Tentakelzahl der 10strahligen Individuen von *Urticina crassicornis* nicht mehr als 80 beträgt, hat das Junge also fast die vollständige Tentakelzahl. Verrill erwähnt (1864 p. 19) auch, dass *Rhodactinia Davisii*, eine Species, die teilweise mit *Urticina crassicornis* synonym ist, Junge von wechselnder Größe — mit 6, 12 oder 24 Tentakeln — aus dem Innern herauswirft. Inwieweit die mit etwa 60 Tentakeln versehenen Jungen in dem cölenterischen Raum angetroffen wurden, geht aus Verrill's Beschreibung nicht deutlich hervor.

Es giebt also bei den Actiniarien auch besonders ausgebildete Bruthöhlen, in denen die Jungen ihre Entwicklung durchmachen. Die erste Beschreibung solcher Bruträume giebt Verrill (1868 p. 329) bei

Fig. 1.

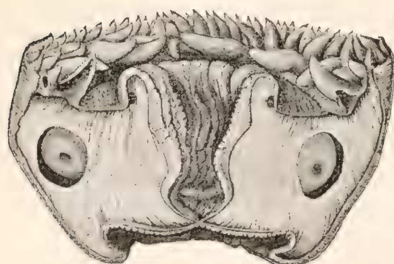


Fig. 2a.



Fig. 2b.

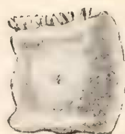


Fig. 1. Längsschnitt durch *Actinostola sibirica* Carlgr., nat. Größe; nach Carlgren 1893.

Fig. 2 *a* u. *b*. *Urticina crassicornis* O. F. Müll. *a* Mutter; *b* ein in der Mutter gefundenes Junge. Beide in nat. Größe.

Phellia arctica, aber er hat die Erscheinung ganz missgedeutet, indem er die Jungen für Parasiten hielt. Verrill schreibt nämlich: toward the base of the column there are, in the only specimen seen, smooth, yellow, spherical, ova-like bodies, embedded in circular cavities formed in the epidermis and true wall, which are partially open outwardly so as to expose a small portion of the enclosed body, which can be easily removed by enlarging the opening of the cavities. These are arranged pretty regularly in quincunx, in four transverse rows all around the lower third of the column, and rather distant. They are about one 5. of an inch in diameter and their nature is quite uncertain. Possibly they are the eggs of some parasits.“ In einer späteren Arbeit (1869), in der Verrill auch die Parasiten bei *Phellia arctica* erwähnt (p. 490), beschreibt er eine Species, *Epiactis prolifera*, die kleine Jungen an dem unteren Teil der Körperwand trägt. Wir lassen Verrill

hier mit eigenen Worten sprechen: „(p. 492) near the base it (column) is surrounded by a circular wrinkle or depression, upon which there are borne a variable number of young of various sizes, appearing as if originating from surface buds, but possibly produced from ova attached in this place to the skin. These young may be removed without rupture of the integument, although they adhere quite firmly and leave a depression in the surface of the skin, but there are no apparent lateral openings in the wall . . . (p. 493): The young borne upon the sides give this Actinians a very singular appearence and are very remarkable since nothing of the kind has apparently been previously observed. Whether they should be regarded as buds or as ova temporarily attached and developed in this position, I am unable to determine from the preserved specimens, but in either case they appear to remain attached for a considerable time and probably derive

Fig. 3.

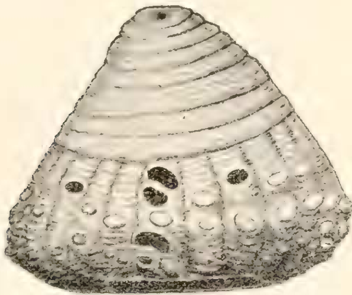


Fig. 4.

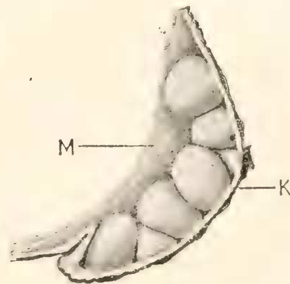


Fig. 3—4. *Epiactis marsupialis* Carlgr.
Fig. 3. $^1/_2$ mal vergrößert; nach Carlgren 1893.
Fig. 4. Bruttaschen von der Seite gesehen mit Körperwand und Mesenterium.
K: Körperwand. *M*: Mesenterium. Vergr. 3/1.

nutriment from the parent; the smallest observed have already 6 small tentacles“ . . . Obgleich Verrill also nicht entscheiden kann, ob die Embryonen durch geschlechtliche oder geschlechtslose Fortpflanzung entstanden sind, geht aus seiner Aeußerung hervor, dass er geneigt ist, anzunehmen, dass die Jungen durch Knospung gebildet werden.

Im Jahre 1893 beschrieb ich zum erstenmal eingehend die Einrichtungen für Brutpflege, die bei einer den Tealiden angehörenden, nicht näher bestimmten, während der Vega-Expedition eingesammelten Aktinie vorhanden waren. Drei Exemplare dieser Species, die ich jetzt *Epiactis marsupialis* nenne, waren in der proximalen Hälfte der Körperwand mit Längsreihen von Säckchen versehen, die durch Einstülpungen von der ektodermalen Seite gebildet und gegen den cölenterischen Raum zu ausgedehnt waren. Jedes dieser Säckchen enthielt einen Embryo. Fig. 3 zeigt uns das mit Jungen am zahlreichsten versehene Exemplar ein-

halbmal vergrößert. Die Knoten repräsentieren die in den Säckchen eingeschlossenen Embryonen, die, obgleich sie in ektodermalen Einsenkungen liegen, infolge der starken Kontraktion des übrigen Teils der Körperwand als rundliche Erhöhungen hervortreten. Die schwarzen Höhlungen der Figur stellen solche Säckchen vor, die von den Embryonen verlassen waren oder aus denen die Jungen von mir wegpräpariert sind. Hauptsächlich in den Exocoelen, aber auch in den Endocoelen treten die Einstülpungen, die gegen das Innere zu je nach der Entwicklung der Embryonen größere oder mindere rundliche Säckchen (Fig. 4) bilden, auf. Fig. 5 stellt eine, ein wenig schematische Abbildung eines Längsschnittes durch die Körperwand mit einem Brut-

Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 5—6. *Epiactis marsupialis* Carlgr. Längsschnitt durch die Körperwand. *Ek*: Ektoderm; *En*: Entoderm; *Me*: Mesogloea; *rm*: Ringmuskelschicht der Körperwand; *a*: durch Schleim zusammengepackte fremde Gegenstände; nach Carlgren 1893. Fig. 5 mit einem Brutraum. In dem Brutraum sieht man ein durchgeschnittenes Junges. Fig. 6. Ein Brutraum in Rückbildung.

raum vor, in dem ein Junges liegt. Alle Details des durchgeschnittenen Jungen sind nicht gezeichnet; man sieht, dass das eingezogene orale Ende des Jungen nach innen, die Fußscheibe nach außen gerichtet ist — gewöhnlich trifft man die Embryonen in dieser Stellung oder in der umgekehrten mit dem oralen Ende nach außen. Alle drei Schichten der Einstülpung sind sehr dünn, die gut entwickelte entodermale Ringmuskelschicht der Körperwand fehlt der inneren Partie der Säckchen, nur an dem Rande der Einstülpung findet man eine ziemlich gut entwickelte Muskelschicht.

Bei dem mit Bruträumen am besten entwickelten Exemplar waren zahlreiche Embryonen vorhanden, bei einem zweiten waren sie mehr

spärlich und bei einem dritten fand ich nur einige Bruthöhlungen mit Jungen, dagegen mehrere Einstülpungen ohne Embryonen. Fig. 6 zeigt einen solchen Brutraum im Durchschnitt. In meiner vorläufigen Mitteilung habe ich ausgesprochen, dass diese Einstülpungen in beginnender Entwicklung sich befanden, jetzt halte ich es indessen für viel wahrscheinlicher, dass es Bruträume in Rückbildung sind, weil ich bei einem vierten Weibchen keine Spuren von Bruträumen fand.

Die Embryonen der Einstülpungen befanden sich in zwei Entwicklungsstadien. Die am besten entwickelten waren mit 12 Tentakeln und 6 bis 12 Mesenterienpaaren versehen, während die übrigen bei äußerer Betrachtung an Eier erinnerten. An Schnitten waren sowohl die Schlundrohreinstülpung als mehrere Mesenterienpaare, am höchsten 6, deutlich erkennbar, das Innere war fast ganz mit Dotterschollen erfüllt, nur in dem oberen Teil des Embryos waren sie resorbiert und das Entoderm nur teilweise differenziert.

1896 erwähnt Kwietniewski, dass er in der obersten Partie der Körperwand bei *Leiotealia spitzbergensis* — einer Aktinie, die wenigstens teilweise mit *Urticina crassicornis*, teilweise wahrscheinlich mit Verrill's *Epigonactis* identisch ist (vergl. unten!) — einen Brutraum fand von ähnlichem Bau wie die meiner oben erwähnten Species (*E. marsupialis*). In dem Brutraum war ein mit einem Tentakelkranz versehener Embryo vorhanden.

Bisher waren Bruträume bei den Actiniarien nur aus der Arktis bekannt. Um so interessanter war es, ganz dieselben Schutzeinrichtungen der Brut bei einer antarktischen Aktinie zu finden. Bei einer aus Süd-Georgien stammenden Actiniide, *Condylactis georgiana* (Pfeff.) Carlgr. beobachtete ich nämlich (1898 p. 14) auf der ganzen Fläche der Körperwand der Weibchen ganz ähnliche Bruthöhlen wie bei *Epiactis marsupialis*. Wie bei dieser Species waren die Bruträume sowohl in den Exo- als in den Endocoelen eingestülpt. In jedem Brutraum waren 1 bis 3 Junge vorhanden. Bruträume mit zwei Jungen fanden sich nicht ungewöhnlich. Die Embryonen waren in zwei Entwicklungsstadien vorhanden, teils im Gastrula-Stadium mit dem Inneren ganz von Dotterschollen erfüllt, teils in einem Stadium mit gewöhnlich 12 Mesenterienpaaren und 12 Tentakeln.

Dann folgt eine Arbeit von Verrill 1899, in der er von „Actinians; they incubate their eggs externally" spricht. Er berichtigt zuerst seine Angabe in Betreff *Pseudophellia* (*Phellia*) *arctica*. Die in den Höhlen, welche in der Mesogloea tief eingesenkt (largely excavated p. 377) sind, liegenden Körper betrachtet er jetzt nicht als Eier eines Parisiten, sondern als Eier des Muttertieres selbst, die an dieser Stelle ihre Entwicklung durchmachen. In Betreff *Epiactis prolifera* ist Verrill jetzt zu der Ansicht gekommen, dass die Jungen, die an der Körperwand der Mutter sich finden, durch geschlechtliche Fortpflanzung entstanden sind.

Während Verrill früher (1869) angab, dass die kleinsten Embryonen schon 6 Tentakeln haben, erwähnt er jetzt auch das Vorkommen von Eiern an der Körperwand. Wirkliche Höhlungen, in denen die Embryonen sich entwickeln, giebt es nicht bei *Epiactis prolifera*. Die Jungen bilden höchstens nur eine flache Einsenkung von der halben Dicke der Körperwand[1]) (p. 378).

Außer den zwei Formen, *Pseudophellia* und *Epiactis*, beschreibt Verrill zwei neue mit Bruthöhlen versehene Actiniarien, die er *Epigonactis fecunda* und *regularis* nennt. In der distalen Hälfte der letzteren waren Höhlungen, die jedoch keine Embryonen enthalten, vorhanden; die erstere hatte in dem distalen Teil der Körperwand dicht liegende Höhlungen, in denen die Eier lagen. Einige von diesen waren „entirely

Fig. 7.



Fig. 8.

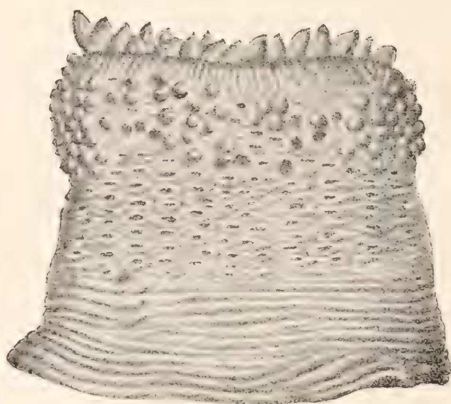


Fig. 7. *Pseudophellia arctica* (Verr.); nach Verrill 1899.
Fig. 8. *Epigonactis fecunda* Verr.; nach Verrill 1899.

concealed in the thickened integument". Die Originalfiguren von *Pseudophellia* und die beiden Arten von *Epigonactis* sind hier reproduziert (s. Fig. 7, 8, 9).

1) Wenn Verrill, wie er meint (1899 p. 375), wirklich 1869 gezeigt hätte, dass *Phellia arctica* und *Epiactis prolifera* mit speziellen Höhlungen in der Körperwand, in denen die Eier sich entwickelten, versehen sind, so wäre ganz gewiss die Aufmerksamkeit anderer Forscher auf diese Thatsachen gerichtet worden, aber weder die Deutung Verrills in Betreff der Embryonen der *Phellia* als Parasiten, noch der unbestimmte Ausspruch von den Jungen der *Epiactis prolifera* („appearing as if originating from surface buds but possibly produced from ova attached in this place to the skin") — bei dieser Species kommen übrigens ja keine eigentlichen Bruträume vor — hat unsere Kenntnis dieser Erscheinungen vermehrt. Noch heute scheinen Verrill's Vorstellungen darüber ziemlich unklar zu sein, da er angiebt, dass Eier in den Bruträumen vorhanden sind (vergl. unten).

Von den Verrill'schen Species habe ich nur *Epiactis prolifera* gesehen und näher in einigen Exemplaren. Die Dr. Doflein in Kalifornien gesammelt und mir gütigst zur Untersuchung überlassen hat, für welche Liebenswürdigkeit ich hier meinen besten Dank ausspreche, untersucht. Verrill's Angabe, dass bei dieser Species keine eigentliche Höhlungen für die Brut sich finden, kann ich bestätigen. Die Embryonen sitzen ganz oberflächlich an der Körperwand angeheftet, nur unter den größten Exemplaren war eine sehr flache Einsenkung der Körperwand vorhanden; dagegen habe ich keine Eier an der Körperwand angetroffen — der am mindesten entwickelte Embryo war, obgleich sehr klein, doch mit 6 Mesenterienpaaren versehen — und ich muss aus untenstehenden Gründen das Vorhandensein der Körperwand-Eier hier wie bei den übrigen von Verrill beschriebenen, mit Bruträumen

Fig. 9.

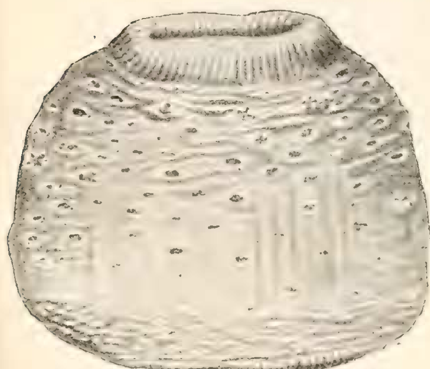


Fig. 10.



Fig. 9. *Epigonactis regularis* Verr.; nach Verrill 1899.
Fig. 10. *Epiactis prolifera* Verr. Vergr. 3/1.

versehenen Actiniarien, ganz bezweifeln. Fig. 10 zeigt uns ein ziemlich stark kontrahiertes Exemplar von *Ep. prolifera* von der Seite gesehen mit verschiedenen Jungen an der Körperwand angeheftet. Was die Bruthöhlen bei *Pseudophellia* und *Epigonactis* anbelangt, so leidet es wohl keinen Zweifel, dass wir es hier mit ganz ähnlichen Einrichtungen wie die von mir bei *Epiactis marsupialis* und *Condylactis georgiana* beschriebenen zu thun haben. Eigene Aushöhlungen in der Mesogloea für die Brut (Verrill 1899 p. 377, 378) kommen sehr wahrscheinlich nicht vor, im Gegenteil alle drei Körperschichten sind in dem Brutraum sehr verdünnt.

Einen anderen Typus der Bruträume habe ich kürzlich bei einer während der deutschen Tiefseeexpedition im Gazellehafen der Insel Kerguelen gefundenen Aktinie, die ich hier *Marsupifer Valdiviae* nenne, beobachtet. Zwar handelt es sich hier auch um ektodermale Ein-

stülpungen, aber diese sind sehr groß und nur in geringer Anzahl vorhanden und enthalten sehr zahlreiche Embryonen. In den distalen Teilen des mit einer Kutikula versehenen *Scapus*, etwa auf zwei Drittel der Körperhöhe von der Fußscheibe gerechnet, finden sich nämlich die sechs Oeffnungen der ebensovielen Bruttaschen. Fünf von diesen Oeffnungen sind kaum erkennbar, weil die Ränder der Oeffnung gegen einander sehr zusammengepresst sind, die sechste dagegen ist sehr weit und führt zu einer kleinen, kurzen, in radialer Richtung zusammengepressten Tasche. Die Mitte der Einstülpung liegt in dem Endocoel eines Mesenterienpaares zweiter Ordnung. Die mehr peripheren Partien erstrecken sich ein bischen in die an dieses Endocoel grenzenden zwei Exo-

Fig. 11.

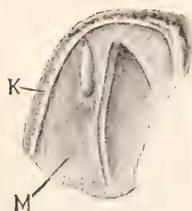


Fig. 12.

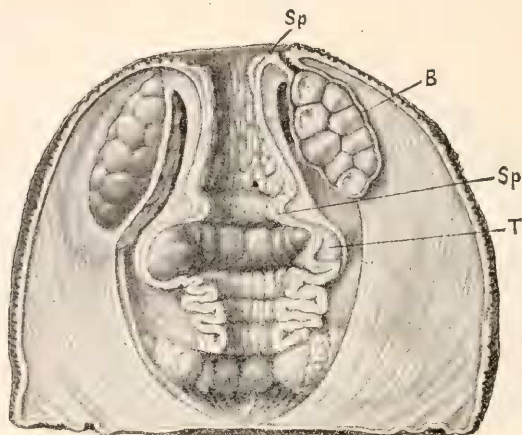


Fig. 11 u. 12. *Marsupifer Valdiviae* Carlgr. Vergr. 4/1.
Fig. 11. Stückchen der Körperwand mit Mesenterien und Brutraum ohne Jungen. *M*: Mesenterium; *K*: Körperwand.
Fig. 12. Längsschnitt durch den Körper. Siehe den Text! *Sp*: Sphinkter; *B*: Bruttasche; *T*: Tentakel.

coelen. Die zwei Mesenterien zweiter Ordnung sind von der taschenförmigen Einstülpung durchbrochen und die Ränder der Mesenterien mit der Tasche vollständig zusammengewachsen. Fig. 11 zeigt uns die kleine, quer zusammengepresste Tasche von einem Exocoel gesehen. Die wohl begrenzte Partie ist der Teil der Tasche, der sich in das eine Exocoel hineinschiebt. Unten sieht man eine durchschimmernde Abteilung, die die Ausbreitung der Tasche in dem Endocoel zeigt. Die oben beschriebene Einstülpung der Körperwand ist ganz leer, während die fünf übrigen Einstülpungen, die in Größe die sechste mehrmals übertreffen, mit sehr zahlreichen Embryonen versehen sind. Die Lage aller dieser Bruttaschen ist fast wie die der oben geschilderten leeren Taschen, so liegt die Mitte der Einstülpungen in jedem der fünf übrigen

Endocoelen der zweiten Ordnung, während die peripheren Teile der Tasche sich in die übrigen Exocoelen hineinstrecken; nur eine Tasche hat sich noch mehr als die übrigen ausgedehnt, so dass sie auf der einen Seite in das angrenzende Endocoel erster Ordnung eingedrängt ist. Daraus folgt, dass die Tasche nicht nur mit den zwei Mesenterien zweiter Ordnung, sondern auch mit einem Mesenterium erster Ordnung zusammengewachsen ist. Diese stark ausgebildete Tasche liegt auf der einen Seite der leeren Tasche, so dass von den angrenzenden Kammern das Endocoel erster Ordnung Teile der stark ausgebildeten Tasche und das Exocoel Teile der leeren enthalten. Die Wand der taschenförmigen Einstülpungen ist an den engen Oeffnungen ziemlich dick, während sie in den übrigen Partien von den Embryonen

Fig. 13.



Fig. 13. *Marsupifer Valdiviae* Carlgr. Querschnitt durch die Körperwand mit zwei Mesenterien und durch eine Bruttasche, deren Junge weggenommen sind. Ektoderm gestreift, Mesogloea schwarz. Der Schnitt ist etwas schräg getroffen, so dass die auf der einen Seite der Mesenterien liegende Partie der Tasche mehr entwickelt scheint als die andere.

stark ausgedehnt sind. Die Größe der bruttragenden Taschen war etwas verschieden, die an der rechten Seite der Figur 12 liegende repräsentiert die kleinste, die an der linken eine der größten Taschen. Die rechte Tasche ist in der Endocoelpartie durchschnitten, oben sieht man den kleinen Kanal, der nach außen führt; die linke Tasche befindet sich in natürlicher Lage, von einem Exocoel gesehen; man sieht, wie das oberste Mesenterium (von zweiter Ordnung) von der Einstülpung ganz durchbrochen ist und wie nur eine sehr kleine Lamelle des Mesenteriums an der inneren Seite der Tasche noch übrig bleibt. Die an die Tasche grenzenden Ränder der Mesenterien sind mit der Tasche vollständig zusammengewachsen, so dass die Mesogloea der Tasche in die Mesogloea der Mesenterien unmittelbar übergeht. Fig. 13

stellt einen Querschnitt durch eine Tasche und durch die mit ihr verbundenen Mesenterien vor. Links ist die Körperwand; an der von der Körperwand abgewandten Seite der Tasche sieht man zwei kleine mit durchschnittenen Längsmuskeln versehene Partien, die die schmalen Mesenterienstränge repräsentieren.

Von den sechs Bruttaschen, die alle durch Einstülpungen der Körperwand entstanden sind und nicht mit dem Inneren des Körpers kommunizieren, sind fünf, wie erwähnt, mit zahlreichen Embryonen versehen, die so dicht aneinandergepresst sind, dass ihr Kontur unregelmäßig wird (Fig. 12). Die Zahl der Embryonen ist in jeder Tasche verschieden, die links abgebildete Tasche dürfte wohl mehr als 50 Embryonen enthalten, die größte Tasche hat gewiss mehr als 100 Embryonen in ihrem Innern, in der rechts abgebildeten beträgt die Zahl der Embryonen mehr als dreißig. Neun näher untersuchte Embryonen waren alle mit acht vollständigen Edwardsiamesenterien und vier unvollständigen Mesenterien versehen.

Wie wir gesehen haben, ist es also ausschließlich bei arktischen und antarktischen Actiniarien, dass besondere Schutzräume für die Brut sich finden. Weil diese Schutzräume bei antarktischen und arktischen Species von ganz ähnlichem Bau und Aussehen sein können, lag es nahe, zu vermuten, dass das Vorkommen dieser Einrichtungen mit einer näheren Verwandtschaft der betreffenden Species zusammenhinge. Dass dies entschieden nicht so ist, geht schon aus dem Umstand, dass die bruttragenden arktischen und antarktischen Actiniarien nicht denselben Familien angehören, deutlich hervor. Die arktischen Formen, *Pseudophellia*, *Epiactis*, „*Epigonactis*“ und „*Leiotealia*“, gehören nämlich alle zu den Tealiden (Bunodiden, Bunodactiden), während die antarktischen Formen zu den Actiniiden (*Condylactis*) und zu den Paractiden (*Marsupifer*) zu stellen sind. Im Gegenteil müssen wir annehmen, dass eine ähnliche Lebensweise der Embryonen ganz ähnliche Schutzeinrichtungen bei den Muttertieren hervorgerufen habe.

Es bleibt noch eine wichtige Frage zu beantworten übrig. Wie kommen die Embryonen in die Säckchen hinein? Durchlaufen sie ihre ganze Entwicklung von dem Ei bis zu einem Stadium mit 12 oder 24 Mesenterien in diesen Einstülpungen der Körperwand oder wandern sie in einem Zwischenstadium in die Bruttaschen ein? Aus Verrill's Aeußerung „Actinians; they incubate their eggs externally“ und aus seiner Angabe, dass er ganz ähnliche Eier an der Körperwand als in dem Körperinnern gefunden hat, geht deutlich hervor, dass er der Meinung ist, dass die Embryonen schon von Anfang ihres Lebens ihre Entwicklung an der Körperwand durchmachen. Eine solche Ansicht halte ich für ganz unhaltbar, denn auf welche Weise sollten eigentlich die Eier sich an die Körperwand anheften können oder in die Einstülpungen hineinkommen? Wäre es so, wie Verrill meint, so müssten

wir annehmen, dass entweder die Eier sich selbst bewegen können und also aus dem Körperinnern oder dem umgebenden Medium zu ihren bestimmten Plätzen an der Körperwand gewandert sind, was mit unserer Kenntnis der Actiniarieneier nicht vereinbar ist, oder dass die Muttertiere selbst die Eier von dem coelenterischen Raum zu den Körperwand-Höhlen transportieren, was wohl nicht die Meinung Verrill's sein kann. Mir ist eine Eier-Entwicklung an der äußeren Fläche der Körperwand der Actiniarien ein ungelöstes Rätsel, und vermutlich kann auch Verrill selbst bei näherem Nachdenken nicht seine Ansicht aufrecht halten.

Auch die sachliche Begründung, auf die Verrill seine Ansicht stützt — dass er angeheftete Eier an der Körperwand gefunden — fehlt. Denn es leidet wohl keinen Zweifel, dass eine Verwechslung der Eier mit jungen Embryonen, die noch keine Tentakeln bekommen hatten und deren Inneres mit Dotterschollen ganz erfüllt war, stattgefunden hat. In der That ist eine solche Verwechslung leicht, wenn man nicht die Embryonen einer näheren Untersuchung unterwirft, denn die Schlundrohreinstülpung und die Mesenterienanlagen treten — wenigstens bei den von mir untersuchten Embryonen — weder für unbewaffnete Augen noch unter Lupen-Vergrößerung deutlich hervor.

Ich muss als meine Ansicht hervorheben, dass niemals Eier an der äußeren Fläche der Körperwand angeheftet sind oder in den von ektodermalen Einstülpungen gebildeten Bruträumen vorkommen. Ich bin zu dieser Ansicht gekommen nicht nur aus dem Umstand, dass ich niemals weder bei der von Verrill untersuchten *Epiactis prolifera*, noch bei *Epiactis marsupialis*, *Condylactis georgiana* und *Marsupifer Valdiviae* Eier an der Körperwand gefunden, sondern auch aus der theoretischen Erwägung, dass es, wie schon gesagt, ganz unmöglich ist, zu erklären, wie die Eier in die Brutkammern hineinkommen oder an die Körperwand sich anheften können.

Im Gegensatz zu der von Verrill ausgesprochenen Ansicht stelle ich mir vor, dass die Embryonen zuerst, wenn sie Cilien bekommen haben, das Innere[1]) der Muttertiere verlassen, die äußere Fläche der Körperwand aufsuchen und dort sich anheften. Durch den Reiz, den

1) In meiner vorläufigen Mitteilung (1893) hielt ich, ohne die Möglichkeit einer inneren Befruchtung verneinen zu wollen, eine äußere Befruchtung nicht für ausgeschlossen, weil es mir schien, dass die Embryonen im vorliegenden Fall hinreichende Schutzräume in dem coelenterischen Raum hatten und infolgedessen keine besonderen Schutzräume aufzusuchen bedürften. Jetzt bin ich mehr geneigt, anzunehmen, dass die Befruchtung innerhalb der Muttertiere vor sich geht, weil bei keinem Männchen — ich habe mehrere Männchen von *Epiactis marsupialis* und *Condylactis georgiana* und ein männliches Exemplar von *Marsupifer Valdiviae* untersucht — Embryonen an der äußeren Fläche der Körperwand vorhanden waren, was man wohl erwarten könnte, wenn die Befruchtung außerhalb der Mutter in dem umgebenden Medium stattfände.

die Embryonen an der Körperwand verursachen, werden ganz gewiss die flachen Einsenkungen der Körperwand bei *Epiactis prolifera* gebildet, ebenso dürfte das Entstehen der Bruttaschen bei *Epiactis marsupialis, Pseudophellia, Condylactis* und *Epigonactis* auf ähnlichen Ursachen beruhen. Ich habe mich bemüht, zu erforschen, ob die Säckchen vor dem Eindringen der Embryonen sich finden oder nicht. Ich bin geneigt, anzunehmen, dass wenigstens bei *E. marsupialis* die Embryonen selbst durch ihren Reiz an der Körperwand ausschließlich die Säckchen bilden. Bei einem gut konservierten Weibchen dieser Species waren nämlich keine Einstülpungen vorhanden. Bei einem anderen Exemplar, das mit wenigen bruttragenden Taschen versehen war, fanden sich zwar schwache Einstülpungen, aber keine Embryonen. Diese leeren Einstülpungen halte ich jedoch gegenwärtig für Bruttaschen, die von den Embryonen verlassen sind und in Rückbildung sich befinden (Fig. 6).

Der Umstand, dass bei *Marsupifer* an ganz bestimmtem Platz und sehr regelmäßig verteilt sechs Bruttaschen vorhanden sind und dass ein zweiter Sphinkter bald oberhalb der Mündungen der Taschen sich entwickelt hat, wie auch das trichterförmige Aussehen der in Fig. 11 abgebildeten Tasche sprechen dagegen deutlich dafür, dass diese Einsenkungen vor dem Eintreten der Embryonen sich finden, obgleich sie dann sehr gering sind und erst durch den Reiz der Embryonen an den Wänden ihre ansehnliche Größe bekommen.

Zum Schluss gestatte ich mir zu bemerken, dass, auch wenn wir bei höheren Tieren eine mit Bewusstsein verbundene Pflege der Brut nicht leugnen können, es sehr unwahrscheinlich ist, dass die hier geschilderten Erscheinungen zu einer wirklichen, von einem associativen Gedächtnis regulierten Pflege der Embryonen zu rechnen sind.

Zusammenfassung.

Die Brutpflege der Actiniarien geschieht dadurch:

1. dass die Embryonen in dem coelenterischen Raum sich entwickeln. — Besonders bei arktischen Actiniarien der Genera *Urticina* und *Actinostola* verbleiben die Embryonen in dem Innern der Muttertiere, bis sie mehrere Tentakelcyclen bekommen haben. Bei *Urticina crassicornis* können die Jungen fast die volle Tentakelzahl der geschlechtsreifen Individuen haben, ehe sie die Mutter verlassen.
2. dass die Embryonen sich an der Körperwand anheften und dort ihre Entwicklung durchmachen:
   a) die Embryonen entwickeln sich an der Körperwand ohne Bruttaschen zu bilden:
   Epiactis prolifera Verr. (Puget sund, Kalifornien);
   b) die Entwicklung der Embryonen geschieht in besonderen Bruträumen, die durch Einstülpungen

der Körperwand von der ektodermalen Seite gebildet sind:

a) zahlreiche in Längsreihen angeordnete Bruträume, von denen jeder nur ein oder wenige Jungen enthält, vorhanden bei:
Pseudophellia arctica Verr. (Arktisches Meer nördl. v. Behrings-Sund);
Epiactis marsupialis Carlgr. (Kap Jakan. Sibirien);
Epigonactis fecunda[1]) Verr. (Nova Scotia);
Epigonactis regularis[1]) Verr. (Newfoundland);
Leiotealia spitzbergensis[1]) Kwietn. (Spitzbergen);
Condylactis georgiana (Pfeff.) Carlgr. (Süd-Georgien);

β) wenige (6) große Bruträume, jeder Brutraum mit zahlreichen Embryonen, vorhanden bei:
Marsupifer Valdiviae Carlgr. (Kerguelen).

Eier kommen nicht in den speziell ausgebildeten Bruträumen vor, sondern erst im Gastrula- oder vielleicht im Planula-Stadium heften die Embryonen sich an die Körperwand fest, um dort ihre Entwicklung durchzumachen.

Weil einige der oben erwähnten, mit Bruträumen versehenen Species nicht näher beschrieben sind, gebe ich hier einige kurze Diagnosen dieser Species. Gleichzeitig benütze ich die Gelegenheit, mich über die Gattungen *Pseudophellia*, *Epigonactis*, *Epiactis* und *Leiotealia* zu äußern.

Actinostola sibirica n. sp. Fig. 1. Körper von mittelmäßiger Höhe, in den distalsten Partien breiter als hoch, in den proximalen etwa eben so breit wie hoch. Körperwand ganz glatt ohne Andeutung der Knoten oder Tuberkeln, in kontrahiertem Zustand bisweilen ein wenig gerunzelt. Tentakeln 6+6+12+24+48+(96); der letzte Cyclus ist jedoch unvollständig und besteht aus etwa 48 Tentakeln. Mundscheibe bedeutend breiter als die Fußscheibe. Schlundrohr mit langen fast bis zur Fußscheibe sich erstreckenden Zipfeln. Die Mesenterien der dritten Ordnung nicht gleich entwickelt. Das Mesenterium, das seine Längsmuskeln gegen das am nächsten liegende Mesenterienpaar erster Ordnung kehrt, ist nämlich stärker als sein Partner entwickelt. Sphinkter weder abgesetzt noch gelagert, an Querschnitten in feine Maschen wie bei *Actinostola spitzbergensis* und *Stomphia coccinea* aufgeteilt, von mittelmäßiger Länge. Randstomata besonders bei den Weibchen groß. Durchmesser der Mundscheibe 5 cm und der der Fußscheibe 3 cm, Höhe des Körpers 3 cm bei dem größten Exemplar. — Sowohl die

1) Wahrscheinlich dieselbe Art (vergl. unten!), die zu dem Genus *Epiactis* zu stellen ist.

äußere wie die innere Organisation stimmen mit der der anderen *Actinostola* - Species überein. Diese Species steht *A. spitzbergensis* Carlgr. am nächsten.

Epiactis marsupialis n. sp. Fig. 3—6. Körper cylindrisch, im zusammengezogenen Zustand konisch, ohne Saugwarzen und Randsäckchen an der glatten Körperwand. Fossa wohl entwickelt. Tentakeln kurz, konisch an Zahl 6+6+12+24=48. Der letzte Cyclus mehr oder minder vollständig. Schlundrinnenöffnungen gut markiert. Schlundrohr mit etwa 24 Längsfurchen und zwei symmetrisch gestellten Schlundrinnen, mit wenig entwickelten Zipfeln, länger als die halbe Länge der Körperwand. Längsmuskeln der Tentakeln und Radialmuskeln der Mundscheibe ektodermal. Sphinkter circumscript etwa wie bei *Urticina*. Mesenterienpaare 6+6+12=24, alle oder fast alle vollständig. Sowohl die Mesenterien der ersten als die der zweiten und teilweise auch die der dritten Ordnung tragen Geschlechtsorgane. Geschlechtlich getrennt. Längsmuskelpolster bandähnlich. Parietobasilarmuskeln gut abgesetzt, erstrecken sich fast bis zum Sphinkter. Basilarmuskeln ziemlich stark. Oralstomata und Randstomata vorhanden. Filamente von gewöhnlichem Bau. Die Weibchen tragen die Embryonen in besonderen Bruthöhlen in der proximalen (immer?) Partie der Körperwand. Höhe des kontrahierten Körpers etwa 1,8 cm. Durchmesser der Fußscheibe 1,2 cm.

Marsupifer Valdiviae n. sp. Fig. 11—13. Fußscheibe ausgebreitet. Körper in nicht kontrahiertem Zustand wahrscheinlich cylindrisch, in Scapus und Capitulum abgeteilt. Scapus mit einer kutikulären Hülle versehen, Capitulum kutikulafrei. Distaler Körperrand distinkt. Tentakeln kurz, konisch 6+6+12=24. Mundscheibe unbedeutend, platt. Schlundrinnenöffnungen nicht gut markiert. Schlundrinnen zwei, nicht viel differenziert, ohne Zipfeln. Schlundrohr von mittelmäßiger Länge, mit zahlreichen Längsfurchen. Sphinkter mesogloeal, doppelt (Fig. 12), der distale Sphinkter im Aussehen und Lage an den Sphinkter der *Halcampa* erinnernd, der proximale bald oberhalb der Einstülpungen der Bruthöhlungen, an Querschnitten mit zerstreuten Maschen. Längsmuskeln der Tentakeln und Radialmuskeln der Mundscheibe ektodermal, mit palissadenförmigen Falten. Mesenterienpaare 6+6=12, von denen zwei Richtungsmesenterienpaare. Die der ersten Ordnung vollständig mit sehr starken Längsmuskelpolstern und mit Filamenten, die der zweiten Ordnung unvollständig, ohne Polster und Filamente. Parietobasilarmuskeln abgesetzt, aber nicht stark. Basilarmuskeln schwach. Oralstomata und Randstomata (Fig. 12) auf den vollständigen Mesenterien vorhanden. Weibchen mit sechs großen Bruttaschen (vergl. oben!), Männchen ohne solche, Eier dotterreich.

Genusdiagnose der Gattung *Marsupifer:* Paractiden mit glattem Körper, ohne Saugwarzen und mit doppeltem

Spinkter. Proximaler Teil, Scapus, mit Kutikula, distaler Teil, Capitulum, kutikulafrei. Nur sechs vollständige, fertile Mesenterienpaare mit starken Polstern und Filamenten. Unvollständige Mesenterienpaare wenige, ohne Polster und Filamente. Schlundrinnen schwach differenziert.

Das von Verrill aufgestellte Genus *Epigonactis* ist meiner Meinung nach mit *Epiactis* synonym; ich kann nämlich in Verrill's Beschreibung der beiden Genera keinen einzigen Charakter finden, durch den man sie von einander unterscheiden könnte, denn das Vorkommen von besonderen Bruttaschen bei *Epigonactis* kann nicht in die Genusdiagnose aufgenommen werden, weil wir wissen, dass Bruttaschen bei einer Art der Gattung *Condylactis* (*C. georgiana*) vorkommen, bei einer anderen fehlen (*C. cruentata*). Was die beiden Arten *E. fecunda* und *regularis* anbelangt, so giebt es auch nach Verrill's Beschreibungen keinen wesentlichen Unterschied in der Organisation der beiden Arten, denn die wenig wechselnde Tentakel- und Mesenterienzahl hat für die Aufstellung zweier Species nicht viel zu bedeuten. Vorläufig muss ich also die beiden Species als identisch ansehen.

Fraglich ist, ob der Typus des Genus *Leiotealia*, *L. nymphaea*, eine *Epiactis* oder eine *Isotealia* ist, in jedem Fall ist die von Kwietniewski beschriebene, mit dem Brutraum versehene *L. spitzbergensis* eine *Epiactis*-Art, die sehr wahrscheinlich mit *Epiactis fecunda* und *regularis* synonym ist. Außer dieser Art schließt *Leiotealia spitzbergensis* nach meinen Untersuchungen an den Originalexemplaren noch eine zweite Art, nämlich *Urticina crassicornis*, ein. Infolgedessen scheint es mir am besten, den Namen *Leiotealia spitzbergensis* ganz fallen zu lassen und die betreffende Art *Epiactis fecunda* zu nennen.

Die Zahl der Gattungen der an der Körperwand bruttragenden arktischen Actiniarien wird also zu nur zwei, *Pseudophellia* und *Epiactis*, mit vier Species, *P. arctica*, *E. fertilis*, *marsupialis* und *fecunda* (= *E. regularis* und *spitzbergensis*) reduziert. Die Stellung des Genus *Epiactis* zu *Urticina* und zu anderen Genera will ich näher an anderem Ort besprechen.

Litteraturverzeichnis.

1864 Verrill, A. E. Revision of the Polypi of the Eastern Coast of the United States. Mem. Soc. Nat. Hist. Boston 1. P. 1 (1864) 1866.

1868 Verrill, A. E. Synopsis of the Polyps and Corals of the North Pacific Expedition etc. Proc. Essex Inst. 5. Nr. 8. Salem 1868.

1869 Verrill, A. E. Review of the corals and polyps of the West coast of America. Notes on Radiata etc. Trans. Conn. Acad. 1. P. 2 New-Haven 1867—71.

1893 Carlgren, Osk. Ueber das Vorkommen von Bruträumen bei Actinien. Oefvers. K. Vet.-Akad. Förhandl. Stockholm 1893, Nr. 4.

1896 Kwietniewski, C. Actiniarien von Ost-Spitzbergen. Zool. Jahrb. 1896, Abt.-System.

1898 Carlgren, Osk. Zoantharien. Hamburger Magelhaensische Sammelreise. Hamburg 1898.

1899 Verrill, A. E. Descriptions of imperfectly known and new Actinians with critical notes on other species. Nr. 4, 5. Americ. Journ. Sc. (4) 7. Nr. 39, 41 New-Haven 1899. [64]

Die Gleichartigkeit der Embryonalformen bei Primaten.

Von **Emil Selenka.**

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Primaten untereinander (Affen, Menschenaffen und Mensch) konnten bis vor kurzem fast ausschließlich nur auf Grund vergleichend-anatomischer und paläontologischer Thatsachen erörtert werden; hingegen lagen embryologische Belege in größerer Zahl lediglich vom Menschen vor.

Nach Beschaffung zahlreicher trächtiger Affen-Uteri bin ich in der Lage, diese Lücke einigermaßen auszufüllen.

Als bedeutungsvolle Zeugnisse für die gemeinsame Abstammung und nahe Verwandtschaft der östlichen Primaten erweisen sich folgende embryologische Bildungen.

1. Die typische Identität der Keimanlage bei östlichen Schwanzaffen (ich untersuchte 8 Species), bei dem Gibbon (Menschenaffe) und dem Menschen ist ganz überraschend. Zugleich unterscheiden sich die Primatenkeime von den Keimen aller übrigen Säugetiere durch eine ganze Reihe cänogenetischer Bildungen, die in letzter Instanz auf eine Vervollkommnung der Fruchternährung hinauslaufen, entsprechend der höheren Organisation der Reifetiere. Als Uebergangsform kann, gemäß Hubrecht's Untersuchungen, vermutlich der Keim des Tarsius betrachtet werden.

Die zuerst auftretende Sonderbildung der Primatenkeime besteht in der frühzeitigen Verwachsung der Keimblase mit dem nach der Menstruation neugebildeten Uterusepithel; sie beginnt stets im Bereiche des zukünftigen Keimfeldes: der Embryo liegt daher anfangs mit seiner Rückenfläche der Verwachsungsstelle (primäre Placenta) zugewendet. Diese bisher bei mehr als 60 Primatenembryonen beobachtete Lagerung habe ich in anderen Arbeiten näher besprochen[1]). Als Folgen der auffallend frühen, lange vor Anlage des eigentlichen Urdarms (also vor Differenzierung des Keimschildes) sich vollziehenden Verwachsung erscheinen: Die frühzeitige Ausbildung der Chorion-

---

1) Emil Selenka. Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. 5. Heft, 1892. Wiesbaden, Kreidels Verlag. — Menschenaffen, 1898—1900. Wiesbaden, Kreidel's Verlag. — Placentaranlage des Lutung (*Semnopithecus pruinosus* von Borneo) in: Sitzungsber. der math.-phys. Klasse der kgl. bayer. Akademie d. Wissensch. 1901, Heft 1.